

Zum Lautrepertoire eines ursprünglichen Cerviden, *Muntiacus reevesi micrurus* (Sclater, 1875)

Von S. G. STADLER und H. HENDRICHS

Lehrstuhl für Verhaltensphysiologie, Fakultät für Biologie, Universität Bielefeld

Eingang des Ms. 22. 9. 1986

Abstract

On the sound repertoire of the Formosan muntjac, Muntiacus reevesi micrurus (Sclater, 1875)

Studied was the sound repertoire of Reeves' muntjac to specify acoustical qualities, situations of occurrence, and to discuss underlying internal conditions.

From May 1983 through December 1984 17 animals of the Formosan muntjac (*Muntiacus reevesi micrurus*) living in four groups in large outdoor enclosures were observed. 200 h of observation have been evaluated. 50 % of the observations were conducted at close distance to gain tape recordings for sonographical analyses.

Six different sounds have been recorded, three of which are documented sonographically. These sounds include: Yapping, Barking, Fawn's-Scream, Whistle, Footstamp, Teethgrinding.

Yapping and Barking occurred in situations when an animal faced a potential danger or, less frequently, a dominant muntjac. The Fawn's-Scream was uttered by fawns when frightened or alone and searching for the mother. The Whistle is subdivided into three subtypes: The Short-Whistle of dominant males or adult females with young is considered an expression of self-assertiveness, the Long-Whistle of subdominants an expression of uneasiness. The Soft-Whistle is a vocalization of fawns uttered in ambivalent contexts. The Footstamp is considered a warning sound. The internal state can be described as highly aroused. Teethgrinding is part of the threat display of adult bucks. It was also heard from animals in conflict. The concept of displacement activity is discussed for this particular situation.

Einleitung

Für das Verständnis sozialer Prozesse sind Kenntnisse der akustischen Ausdrucksmöglichkeiten einer Art hilfreich. Lautäußerungen gelten als mögliche Indikatoren der affektiven Tönung eines kommunikativen Aktes (MORTON 1977; JÜRGENS 1979; SCHERER 1985). Hinweise auf innere Zustände wie „Erregung“ oder „Sicherheit“ der Tiere (vgl. HENDRICHS 1978) sind wichtig für die Analyse der Regulation sozialer Prozesse (BISCHOF 1972, 1985; BALDWIN und BALDWIN 1977).

Eine umfangreiche Übersicht über Lautäußerungen bei Huftieren gibt KILEY (1972). Für Cerviden liegt eine Reihe von Arbeiten zu verschiedenen Aspekten der akustischen Kommunikation vor (z.B. ESPMARK 1971; GRADL-GRAMS 1983; HIRTH und McCULLOUGH 1977; RICHARDSON et al. 1983). Lautäußerungen bei Muntjaks wurden vor allem von YAHNER (1980), aber auch von CHAPLIN (1971) und BARRETTE (1977a) dargestellt.

In dieser Arbeit werden Lautäußerungen des Chinesischen Muntjaks (*Muntiacus reevesi*) beschrieben und sonographisch dokumentiert; außerdem werden Zuordnungen qualitativer Art zum sozialen Kontext ihres Auftretens gegeben. Aufbauend auf dieser Grundlage wird versucht, einige Aspekte der im Tier vorliegenden Bedingungen für die Produktion der einzelnen Laute zu beschreiben. Diese Bedingungen, die über das beobachtbare Verhalten erschlossen werden müssen, können in Form hypothetischer Variablen auf der Ebene des inneren Zustandes dargestellt werden (vgl. z.B. BISCHOF 1985).

Material und Methode

Seit 1974 werden am Lehrstuhl für Verhaltensphysiologie der Universität Bielefeld mehrere Gruppen der Formosa-Unterart des Chinesischen Muntjaks, *Muntiacus reevesi micrurus* (zur Systematik s. WHITEHEAD 1972), in mehreren Großgehegen (900–5000 m²) gehalten. Für diese Untersuchung wurden von Mai 1983 bis Dezember 1984 regelmäßig 11 Tiere in 3 Gruppen (I: 1,1 + 0,2 jüngere Tiere; II: 1,1 + 2,0; III: 1,1 + 0,1) sowie unregelmäßig 6 Tiere in einer weiteren Gruppe (IV: 2,2 + 2,0) beobachtet.

Es wurden ca. 200 Beobachtungsstunden ausgewertet. Davon entfallen ca. 50 % auf Stallbeobachtungen, in denen die Tiere der Gruppen I, II und III auf Distanzen zwischen einem bis zu fünf Metern beobachtet werden konnten. Protokolliert wurde fortlaufend in ein Ein-Minuten-Raster; es wurden nach der ad libitum-Methode (ALTMANN 1974) ca. 60 verschiedene Verhaltensweisen aufgenommen und ausgewertet. Tonbandaufnahmen wurden (sowohl im Freien als auch in den Stallgebäuden) mit einem Tonbandgerät 4400 der Firma UHER und einem Richtmikrofon der Firma AKG bei einer Aufnahmegeschwindigkeit von 19 cm/sec gemacht. Eine klangspektrographische Analyse erfolgte auf einem Sonographen Vibralyzer 7030 A der KAY Elemetrics Corp. mit Filtereinstellung „wide“ (300 Hz) bzw. „narrow“ (80 Hz).

Ergebnisse

Es wurden 6 verschiedene Lautäußerungen in insgesamt 8 Ausprägungen unterschieden:

Klaffen			(11)*
Bellen			(24)
Kitzschrei			(13)
Fiepen	kurz	♂♂	(297)
		♀♀	(20)
	lang		(669)
	leise		(12)
Hufstampfen			(18)
Zähneknacken			(49)

*: absolute Häufigkeit des Auftretens während des gesamten Beobachtungszeitraumes.

Klaffen

Lautbeschreibung (vgl. Abb. 1): Der einzelne Laut ist zwischen 0,08–0,15 sec lang, wird meistens 3- bis 5mal im Abstand von ca. 0,1–0,3 sec geäußert und ist im Bereich zwischen 500–2500 Hz relativ geräuschhaft mit Energiemaxima bei etwa 600 Hz, 1200 Hz und 2000 Hz. Das Frequenzmaximum liegt im Bereich um 3500 Hz.

Klaffen trat auf, wenn ein Tier überrascht wurde, z.B. von einem Beobachter. Es wurde während des Flüchtens geäußert. Danach sicherte das Tier in aufrechter Haltung und mit gespitzten Ohren in Richtung der Störquelle und ging entweder zum Bellen über oder verstummte. Klaffen wurde bei adulten ♀♀ und jungen ♂♂ beobachtet.

Bellen

Lautbeschreibung (vgl. Abb. 2): Der einzelne Laut ist zwischen 0,35–0,80 sec lang und wurde in der Regel im Abstand von ca. 4 bis 6 sec geäußert. Eine Lautserie konnte bis zu 20 min andauern; dabei wurden in der Regel die Abstände zwischen den Lauten mit zunehmender Zeit etwas länger (bis 10 sec); die letzten Laute einer längeren Lautserie wurden oft leiser und kürzer. Der Laut hat seine Hauptenergie zwischen 800–1200 Hz, eine Oberschwingung im Bereich um ca. 2000 Hz ist deutlich, oberhalb dieses Wertes bleibt der Laut leise und geräuschhaft mit einem Frequenzmaximum bei ca. 4500 Hz.

Neben diesem Grundmuster traten starke interindividuelle Unterschiede auf. So zeigte ein ca. 2 Jahre altes ♂ einen relativ hohen Anteil tonaler Anteile im Bereich von ca. 1100 Hz (hier auch Grundfrequenz und Hauptenergie) mit einer Oberschwingung bei ca. 2500 Hz. Ein junges ♀ (< ein Jahr) äußerte einen Laut mit einer Grundfrequenz zwischen 1000–1100 Hz und vier Oberschwingungen (1900 Hz, 2500 Hz; hier Hauptenergie, 3100 Hz und 4000 Hz).

Bellen trat entweder nach Kläffen auf oder wurde geäußert, wenn das Tier nach einer Störung in einer Deckung verschwunden war. Es wurde gelegentlich von anderen Tieren, zu denen kein optischer Kontakt bestand, mit dem gleichen Lautmuster „beantwortet“. Häufig reagierten Artgenossen in demselben oder in Nachbargehegen nur mit kurzem Umheräugen oder überhaupt nicht auf das Bellen. Bellen wurde auch in „rein“ sozialen Situationen, die nicht von äußeren Störfaktoren beeinflusst erschienen, beobachtet, z. B. bellte die 1,5jährige Tochter eines der adulten ♀, nachdem diese sie für mehrere Minuten durch das Gehege gejagt hatte. Auch hier hielt das Bellen ca. 10 min lang an.

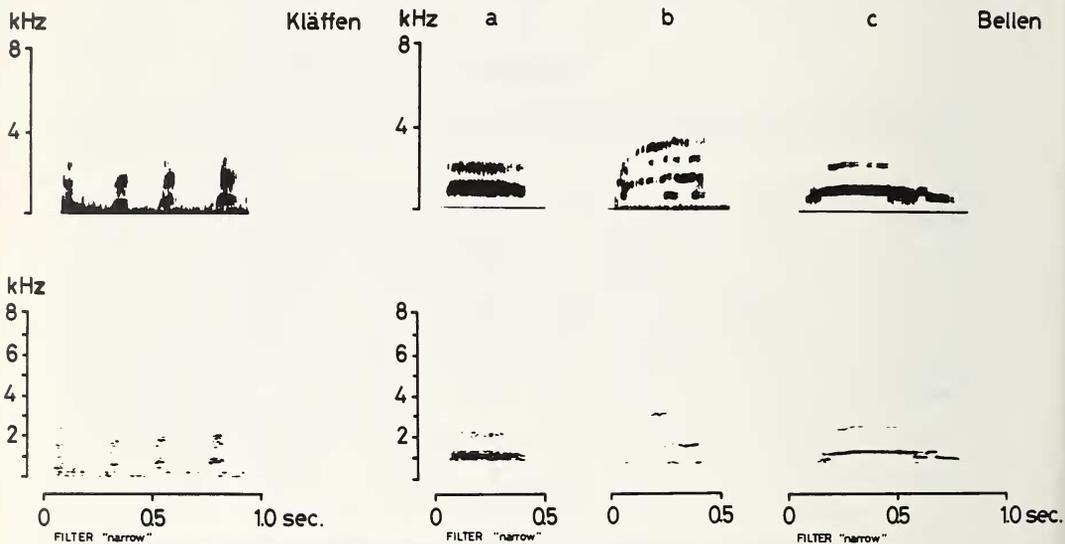


Abb. 1 (links). Sonogramm einer typischen Serie von Kläff-Lauten eines adulten Weibchens. Oben: Wide-band-Filter (300 Hz); unten: Narrow-band-Filter (80 Hz). – Abb. 2 (rechts). Sonogramme von drei verschiedenen Typen des Bellens. a = adultes ♀: wie bei den meisten adulten Tieren (♂♂ und ♀♀); b = subadultes ♀: wesentlich höher; c = subadultes ♂: mit tonalen Anteilen. Oben: Wide-band-Filter; unten: Narrow-band-Filter

Kitzschrei

Lautbeschreibung: Da keine Sonogramme vorliegen, soll hier eine kurze lautmalerische Umschreibung gegeben werden. Der Kitzschrei ist ein sehr hoher, lauter und durchdringender Laut, der einmal oder mehrere Male im Abstand von einer bis mehreren Sekunden geäußert wird. Der einzelne Laut ist etwa eine Sekunde lang, kann jedoch auch etwas länger ausgedehnt werden. Er beginnt hoch, steigt kurz in der Frequenz und fällt gegen Ende etwas ab.

Der Kitzschrei trat am häufigsten auf, wenn Jungtiere im Alter von wenigen Tagen bis zu etwa einem halben Jahr allein im Gehege umhergingen oder -trabten. Dabei war die Ursache des Lautes häufig nicht erkennbar. Eine Reaktion der Mutter war zu beobachten, und zwar vor allem bei Kitzen, die jünger als 2 Wochen waren. Die Mutter näherte sich

dem Jungtier, leckte es an Kopf und Körper und fiepte dabei kurz. Bei Kitzen, die 3 bis 5 Monate alt waren, wurde eine Reaktion der Mutter nicht mehr beobachtet, auch reagierten Tiere im Nachbargehege nicht merklich. Das älteste Tier, das den Kitzschrei äußerte, war 13 Monate alt: ein ♀, das von seiner Mutter, wenige Tage nach deren erneutem Setzen, gejagt worden war. Der Kitzschrei trat auch auf, als ein 4 Tage altes Jungtier ins Gehege zurückgesetzt wurde. Ein knapp 36 Stunden altes Jungtier schrie dagegen während einer vorsichtigen Wiegeprozedur nicht. Bei einem 24 Tage alten Kitz löste schon eine Störung ohne Körperkontakt bei einer Distanz von ca. 2 m einen Kitzschrei aus. In allen diesen Situationen näherte sich die Mutter augenblicklich dem Kitz und scheute dabei, entgegen ihrem sonstigen Verhalten, nicht die Nähe des Menschen.

Fiepen

Kurzes Fiepen

Lautbeschreibung (vgl. Abb. 3): Der einzelne Laut ist zwischen 0,11–0,18 sec lang und tritt meistens in Folgen von 2–4 (max. 7) Lauten in Abständen von 1–3 sec auf; solche Folgen können mehrfach wiederholt werden. Die Grundfrequenz liegt ebenso wie die Hauptenergie bei 900–1000 Hz, schwach ausgeprägte Oberschwingungen (max. 4) können Frequenzen bis zu ca. 6500 Hz (bei ♂♂) und bis über 8000 Hz (bei ♀♀) aufweisen.

Männchen: Es wurde in einer Reihe von Situationen geäußert; wir haben es nur bei adulten ♂♂ gehört. ♂ 163 begann erst im Alter von 2 Jahren mit dem kurzen Fiepen in hierfür typischen Situationen. Am häufigsten (234mal = 79 %) war es zu hören, wenn ein adultes ♂ sich einem ♀ oder einem jungen ♂ annäherte und daraufhin Nasonasalschnupern oder besonders Analschnupern zeigte. Diese häufig als „Genitalkontrolle“ (z. B. MÜLLER-USING und SCHLOETH 1967) bezeichnete Verhaltensweise tritt regelmäßig, mehrfach täglich, zwischen dem adulten Bock und dem oder den ♀♀ einer Gruppe auf, besonders häufig zu Östruszeiten und gegenüber einem bestimmten ♀ (vgl. DUBOST 1971; BARRETTE 1977a). Das Kurze Fiepen war auch dann (23mal = 8 %) von ♂♂ zu hören, wenn diese allein durch das Gehege gingen oder trabten und dabei vor allem dann, wenn sie in die Nähe eines Ortes kamen, an dem sich bekannte Tiere regelmäßig aufhielten. Fand das ♂ an dem Ort ein ihm vertrautes Tier (♂ oder ♀) vor, so wurde dieses in der Regel beschnuppert. Wich es aus, folgte das ♂ und fiepte dabei weiterhin kurz, oder es verlor das Interesse und setzte seinen Weg fort. War kein bekanntes Tier in der Nähe, legte das ♂ sich entweder hin, oder es verließ den Ort, wobei meist kein Fiepen mehr zu hören war.

Weibchen: Dieser Laut wurde von den adulten ♀♀ geäußert, die ein Jungtier hatten, das jünger als etwa 3 Monate war, und zwar in der Regel bei den Säugeterperioden. Dabei war folgender Verhaltensablauf typisch: Das ♀ zog in die Richtung des abliegenden Jungtieres und blieb im Abstand von 2–10 m stehen, sicherte mit gespitzten Ohren in Richtung des Jungtieres und begann mit dem Kurzen Fiepen. Es wurde weiter geäußert, wenn das Jungtier sich bei der Mutter aufhielt, ihr folgte oder saugte.

Langes Fiepen

Lautbeschreibung (vgl. Abb. 4): Der einzelne Laut ist etwa zwischen 0,2–2,0 (bis >2,0) sec lang. Sein zeitlicher Verlauf ist sehr variabel. Die Grundfrequenz, die auch die Hauptenergie trägt, liegt zwischen 1100–1500 Hz, schwach ausgeprägte Oberschwingungen (bis max. 4) können bis zu einer Maximalfrequenz von ca. 6000 Hz auftreten. Große Schwankungen in der Lautstärke treten auf, lassen sich aber aus aufnahmetechnischen Gründen nicht quantitativ angeben.

Neben diesem Grundmuster wurde bei einem subadulten ♂ folgender Laut im gleichen Verhaltenskontext registriert: Der Laut ist 0,15–0,20 sec lang. Seine zeitliche Reihung ist

ebenso vom Verhalten des Interaktionspartners abhängig. Grundfrequenz und Hauptenergie liegen zwischen 1000–2000 Hz (in abfallender Frequenz), leise Oberschwingungen mit einem Frequenzmaximum bei ca. 4000 Hz können auftreten.

Das Lange Fiepen wurde im allgemeinen von ♀♀ oder von jungen ♂♂ auf die vorher geschilderten Annäherungen der adulten ♂♂ geäußert. Normalerweise wichen die unterlegenen Tiere, wenn sie lang fiepten, aus (492mal = 65 %). Sie konnten aber auch am Ort bleiben (183mal = 24 %) (vor allem während ihrer Ruhephasen), zeigten dann aber andere Verhaltensweisen der „Unterwerfung“. Das Lange Fiepen wurde auch von einem adulten und dominanten ♂ geäußert (19mal), in vergleichbarer Situation.

Leises Fiepen

Lautbeschreibung (vgl. Abb. 3c): Der einzelne Laut ist 0,07–0,10 sec lang und wurde meistens ebenfalls in Interaktionen als Reaktion auf das Verhalten eines anderen Tieres geäußert, darum läßt sich auch hier keine exakte Angabe für das zeitliche Muster des Auftretens geben. Die Grundfrequenz und Hauptenergie liegt zwischen 2000–2200 Hz, eine sehr schwach ausgeprägte Oberschwingung im Bereich um 4500 Hz kann auftreten, sonst wirkt der Laut relativ rein.

Das Leise Fiepen ist eine Lautäußerung der Kitze. Es wurde während der Aktivitätsperioden vom Jungtier geäußert, besonders dann, wenn ein anderes Tier (auch die Mutter, speziell das adulte ♂) sich annäherte und an Körper oder Kopf des Jungtieres schnupperte bzw. das Jungtier mit den Voraugendrüsen markierte. Das Leise Fiepen trat besonders in den ersten 8–12 Lebenswochen auf.

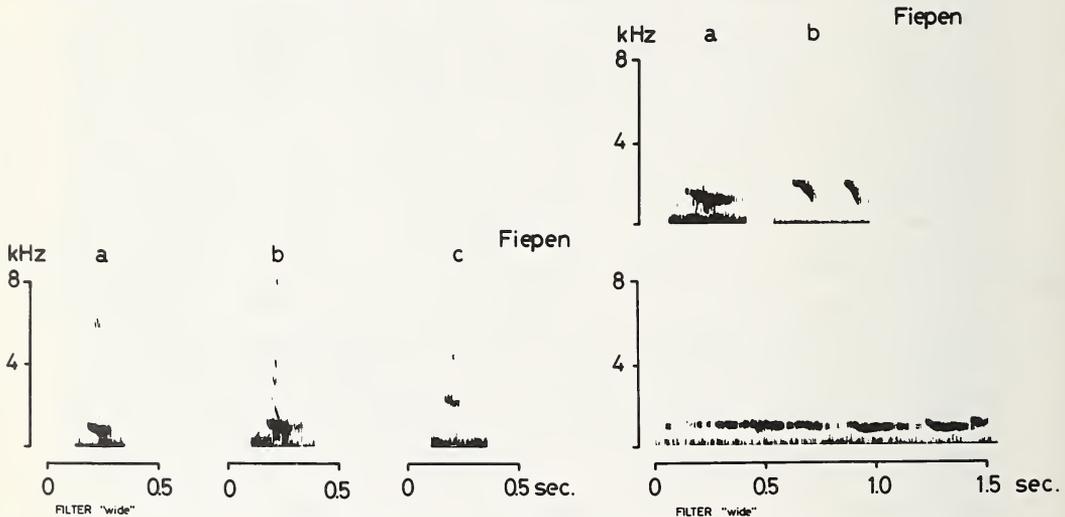


Abb. 3 (links). Sonagramme Fiepen. a = Kurzes Fiepen eines adulten ♂ (Wide-band-Filter); b = Kurzes Fiepen eines adulten ♀ (Wide-band-Filter); c = Leises Fiepen eines sechs Wochen alten Bockkitzes (Wide-band-Filter). – Abb. 4 (rechts). Sonagramme Fiepen. a = Langes Fiepen eines adulten ♀ (Wide-band-Filter); b = Langes Fiepen eines subadulten ♂ (Wide-band-Filter); c = Langes Fiepen eines adulten ♀ (Wide-band-Filter)

Hufstampfen

Lautbeschreibung: Da die Lautstruktur des Hufstampfens von der Beschaffenheit des Untergrundes abhängt, läßt sich kein eindeutiges Bild des Lautes zeichnen. Typisch ist das sehr kurze und dumpfe Geräusch, das in jedem Fall erzeugt wird. Das Hufstampfen wurde

meist im Abstand von 1–4 sec in Serien von 2- bis zu 10mal hintereinander, und zwar überwiegend von ♀♀ oder von jungen ♂♂, gezeigt.

Bei den ♀♀ lösten oft unklare Situationen in der Nähe ihres Jungtieres Hufstampfen aus, häufig wenn adulte ♀♀ sich mit ihrem Jungtier im Stallgebäude aufhielten und dort gestört wurden. In einer solchen Situation zeigte ein 26 Tage altes Jungtier bereits Hufstampfen. Ein junges ♂, das aus einem großen Gehege vorübergehend in ein sehr kleines (30 m²) umgesetzt wurde, reagierte auf die Annäherung eines Menschen mit Umherlaufen, Sichern, Zähneknacken und Hufstampfen. Die Haare waren dabei, besonders im Bereich der weißen Schwanzunterseite, gestäubt. Hufstampfen trat auch in „rein“ sozialen Situationen auf: Als das ♀ aus Gruppe II nach 5 Tagen Abtrennung wieder mit den 3 ♂♂ zusammengelassen wurde, gingen alle 4 Tiere unruhig umher, beschnupperten sich gegenseitig, sicherten ungewöhnlich lange und stampften ca. 1 min (im Drei-Sekunden-Abstand) lang mit den Hufen. Das adulte, dominante ♂ „beendete“ diese Situation, als es begann, das ♀ zu treiben.

Zähneknacken

Lautbeschreibung: Das Zähneknacken ist ein klickender Laut, der 2- bis 10mal jeweils im Abstand von etwa 1 sec geäußert wird. Wie der Laut erzeugt wird, ist gegenwärtig nicht endgültig geklärt. BARRETTE (1977c) und LEVER (1977) geben an, daß der Laut durch Reibebewegungen der Molaren erzeugt wird. Immerhin war der Laut bei einem unserer ♂♂, das beide Canini abgebrochen hatte (vgl. WOODVINE 1984), leiser als bei den übrigen ♂♂. Außerdem wurde es nur bei ♂♂ beobachtet, die wenigstens 2 Jahre alt waren. Dies deutet auf eine Beteiligung der Canini an der Erzeugung des Lautes hin.

Das Zähneknacken trat vor allem während der „Drohkämpfe“ (>90 %) auf, welche die adulten ♂♂ an den Gehegezäunen, an denen sie optischen, akustischen und olfaktorischen Kontakt hatten, ausführten. Dabei wurde die von DUBOST (1971) als „Imposition“ bezeichnete Verhaltensweise gezeigt, die im allgemeinen als Drohgeste interpretiert wird (DUBOST 1971; BARRETTE 1977a). Eine solche Situation trat auch innerhalb einer Gruppe – zwischen dem Vater und seinem geschlechtsreifen Sohn – auf. Hier knackte jedoch nur der dominante Vater mit den Zähnen.

Außerdem wurde das Zähneknacken beim Sexualverhalten beobachtet, und zwar, wenn das ♀ nicht wie gewöhnlich mit Ausweichverhalten auf die Annäherung des ♂ reagierte, sondern wenn es stehenblieb und eine Demutgebärde (Kopf tief und Ohren gespitzt) zeigte, oder wenn es sich mit Schnauzenstößen in die Seite des ♂ oder einer als „Lift“ (BARRETTE 1977a) bezeichneten Verhaltensweise, bei der das ♀ das ♂ mit der Schnauzenspitze anhebt, gegen dessen Annäherung wehrte. In einem Fall reagierte ein jungadultes ♂, das in ein sehr kleines Gehege umgesetzt worden war, u.a. mit Zähneknacken auf die Annäherung des Menschen auf eine ungewohnt nahe Distanz (<5 m). Eine Fluchtmöglichkeit war nicht gegeben, und in dem großen Gehege, in dem es vorher gelebt hatte, war es niemals einer solchen Nähe zum Menschen ausgesetzt gewesen.

Diskussion

Das Kläffen erscheint als ein Untertyp des Bellens und auch motivational eng mit diesem verwandt. Da das Kläffen fest an den Verhaltenskontext der Flucht gebunden ist (vgl. BARRETTE 1977b) und von der Lautstruktur eindeutig spezifiziert werden kann, erscheint es gerechtfertigt, es vom übrigen Bellen abzutrennen. Da zu wenig Beobachtungen zur Reaktion von Artgenossen vorliegen, muß die Frage einer möglichen Warnfunktion offen bleiben.

Bellen ist anfänglich mit gesteigerter Aufmerksamkeit und Anspannung verbunden; dies äußert sich auch in den begleitenden Verhaltensweisen (Sichern, gespannte Körperhal-

tung). Da Bellen in Situationen auftritt, die sowohl interspezifisch (Raubfeinde) als auch intraspezifisch (Unterlegenheit) als bedrohlich angesehen werden können, nehmen wir als zugrundeliegende Bedingung einen Zustand inneren Ungleichgewichts an, der möglicherweise mit Hilfe der Lautäußerung abgebaut wird. Dies zeigt sich sowohl in den mit dem Nachlassen einer Störung länger werdenden Abständen zwischen den Bellauten der Lautserie als auch in der dann abnehmenden Lautstärke. Nach mehreren Minuten Bellen wirken die Tiere zudem entspannter, was sich am ruhigen Umhersehen, an der gelockerten Körperhaltung mit gelegentlichem Schnuppern am Boden zeigt.

BARRETTE (1977b) nimmt an, daß das Bellen „fast ausschließlich als Antwort auf eine potentielle Gefahr“ geäußert wird, schreibt ihm aber nur in einem anderen Zusammenhang (BARRETTE 1977a,b) eine innerartliche Signalfunktion zu. YAHNER (1980) schlägt nach einer ausgedehnten, experimentellen Untersuchung des Bellens vor, diese Lautäußerung eher als „distress call“ denn als „alarm call“ anzusehen. Er führt verschiedene Gründe an, warum seiner Meinung nach das Bellen nicht in erster Linie als Laut mit Warnfunktion angesehen werden sollte. Entsprechend den Argumentationen von HAMILTON (1964), MAYNARD SMITH (1965) und TRIVERS (1971) zur Erklärung der Evolution von Warnlauten, sei die mehr oder weniger solitäre und territoriale (vgl. HARDING 1982) Lebensweise der Muntjaks als Hinweis auf das Wirken von Individual-Selektion, nicht auf Verwandten-Selektion zu deuten. Die Ausdehnung einzelner Bellserien über mehrere (bis zu 20) Minuten lasse ebenso eine Warnfunktion unwahrscheinlich erscheinen, da nach SMYTHE (1977) ein einzelner Warnruf, gefolgt von augenblicklicher Flucht, zur Warnung von Artgenossen ausreiche. Das häufige Fehlen von deutlich erkennbaren Reaktionen anderer Muntjaks auf bellende Artgenossen deutet in die gleiche Richtung, mag jedoch in beiden Untersuchungen auch einen Gewöhnungseffekt aufgrund der Gehegehaltung widerspiegeln. EISENBERG und LOCKHART (1972) berichten, daß Axishirsche (*Axis axis*) auf Bellen von *Muntiacus muntjak* im Freiland nur vereinzelt mit erhöhter Aufmerksamkeit und Sichern reagieren. Auch Rehe (*Capreolus capreolus*) reagieren nach HENNIG (1962) häufig nicht oder nur schwach auf das Schrecken eines Artgenossen. Im Gegensatz dazu stehen Aussagen von MÜLLER-USING und SCHLOETH (1967) für Reh- (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*), und von SCHALLER (1967) und HENDRICHS (1975) für Axis (*Axis axis*), und von SCHALLER (1967) für Barasingha- (*Cervus duvauceli*) und Sambarhirsche (*Cervus unicolor*). Alle diese Arten reagieren im Freiland stets mit erhöhter Aufmerksamkeit, Sichern und gegebenenfalls selbst mit Bellen oder gar mit Flucht auf das Bellen von Artgenossen.

Die häufig geäußerte Vermutung, das Bellen stehe im Zusammenhang mit der Fortpflanzungsaktivität (SOPER 1969; CHAPLIN 1971; LEVER 1977), wird durch unsere Beobachtungen nicht gestützt. Bellen trat nicht zusammen mit Sexualverhalten auf. Ähnlich äußert sich BARRETTE (1977b). Möglicherweise können jedoch die insgesamt während der Östrus- oder Setzzeit eines ♀ erhöhte Aktivität und die höhere allgemeine Erregbarkeit eine leichtere Auslösbarkeit des Bellens herbeiführen und den Eindruck erwecken, das Bellen stünde mit dem Reproduktionsverhalten in enger Beziehung.

Ob die großen individuellen Unterschiede innerhalb der Kategorie Bellen eine Unterteilung in distinkte Lauttypen rechtfertigen, kann hier aufgrund des geringen Materials nicht entschieden werden. BUBENIK (1965, S. 103) gibt an, daß beim Rotwild (*Cervus elaphus*) „... Rauheit und Lautstärke durch den Erregungszustand bedingt werden“. Da zudem verschiedene Autoren (HINDE und ROWELL 1962; KILEY 1972; SCHERER 1985) auf den graduellen Charakter von Lautäußerungen hinweisen, soll zunächst an der zusammenfassenden Einteilung festgehalten werden.

Dem Kitzschrei kann wahrscheinlich als innere Bedingung ein Zustand der Unsicherheit oder Angst bei gleichzeitig hoher allgemeiner Erregung zugeordnet werden. BUBENIK (1965) nennt eine im gleichen Verhaltenskontext beobachtete Lautäußerung des Rehkitzes (*Capreolus capreolus*) „Angstgeschrei“. Die beobachteten Verhaltenskontexte, in denen

der Laut auftrat, deuten darauf hin, daß es sich eventuell ontogenetisch um einen Vorläufer des Bellens handeln könnte. Da jedoch auch bei adulten Tieren, die gefangen werden mußten, laute, klagende Schreie beobachtet wurden, kann hier die Frage der ontogenetischen Entwicklung des Lautes nicht eindeutig geklärt werden.

Eine hohe „Verteidigungsbereitschaft“ des Muttertieres wurde ebenfalls bei der Rehgeiß (*Capreolus capreolus*) beobachtet (BUBENIK 1965). Eigene Beobachtungen am Chinesischen Wasserreh (*Hydropotes inermis*) ergaben, daß die Weibchen sich niemals ihrem schreienden Kitz näherten, solange der Mensch in der Nähe war.

Alle für das Kurze Fiepen sowohl der ♂♂ als auch der ♀♀ gefundenen Situationen deuten auf zwei grundlegende Komponenten des inneren Zustandes der Tiere hin. 1. sind die Tiere grundsätzlich in einer aktiven Phase und bemüht, sozialen Kontakt herzustellen (vgl. BARRETTE 1977a) und 2. wird der Laut von solchen Individuen geäußert, die zum aktuellen Zeitpunkt mit einem hohen Maß an „Selbstsicherheit“ in die Interaktion hineingehen. Unter Selbstsicherheit wird hier ein Aspekt der psychischen Konstitution eines Individuums verstanden, der es ermöglicht, sein Verhalten in einer gegebenen Situation gemäß den aktuellen Einstellungen des eigenen inneren Zustandes zu organisieren. Auf der Verhaltensebene wird diese Fähigkeit als konsequentes Durchführen begonnener Verhaltensabläufe sichtbar; man könnte von einer Selbstbestimmung des eigenen Verhaltens sprechen. Auch wenn häufig Sexualverhaltensweisen im Zusammenhang mit dem Kurzen Fiepen der Männchen auftraten, so reicht dies nicht aus, den Laut allein dem sexuellen Kontakt zuzuordnen. Möglicherweise kann diese Komponente steigernd auf die Produktion des Lautes wirken: trotz Gegenwart des α -♂ fiepte ein subdominantes ♂ wiederholt gegenüber ♀♀ (33mal).

Das Lange Fiepen, von YAHNER (1980) „whine“ genannt, wird in gewisser Weise in einer entgegengesetzten Situation geäußert, insofern es 1. nicht nur bei Aktivität geäußert wurde, sondern häufig auch in Ruhephasen und 2. überwiegend (>95 %) von unterlegenen Tieren, deren innerer Zustand in der betrachteten Situation mit „Unbehagen“ zu beschreiben wäre. Unbehagen wird verstanden als ein Maß für die Abhängigkeit des aktuellen inneren Zustandes, und somit der eigenen Verhaltensmöglichkeiten, von Zustand und Verhalten anderer, dominanterer Tiere, in gewisser Weise ein der Selbstsicherheit entgegengesetzter Zustand. Auch wenn ein Tier einen festen Platz in einem sozialen und räumlichen Gefüge und damit eine längerfristige Sicherheitsbasis hat (vgl. HENDRICH 1978), kann kurzfristig das eigene Verhalten durch das anderer, vor allem überlegener Tiere gestört oder beendet werden. Das Verhalten ist dann fremdbestimmt. Das Unbehagen führt zu einer kurzfristigen Belastung, die sich in der Lautäußerung ausdrückt. Es wird vermutet, daß gleichzeitig die Lautäußerung ein Mittel darstellt, mit dessen Hilfe solche Belastungen gemildert werden können.

Für das Leise Fiepen der Kitze könnte ein entsprechender Zusammenhang angenommen werden; es wäre dann möglicherweise ontogenetisch ein Vorläufer vom Langen Fiepen. Das Leise Fiepen wird jedoch auch in Situationen geäußert, in denen Mutter und Kitz allein miteinander sind und freundliche Kontakte haben; daher könnte es auch als Vorläufer des Kurzen Fiepens angesehen werden. Daten für eine genaue zeitliche Analyse des Auftretens der verschiedenen Fieplaute in der Ontogenese liegen nicht vor. Daher kann nicht ausgeschlossen werden, daß eine ausgedehnte Analyse Unterschiede in der Lautstruktur ergäbe, die möglicherweise mit den verschiedenen Verhaltenskontexten korrelieren. Eindeutigere Befunde zur Lautstruktur wären zu einer Klärung der Ontogenese der Fieplaute notwendig.

Dem Leisen Fiepen ist sowohl mit dem Langen Fiepen als auch mit dem Kurzen Fiepen gemeinsam, daß sie zu einer Verringerung aggressiver Tendenzen beim Interaktionspartner führen und dadurch eine räumliche Nähe der Interaktionspartner ermöglichen. Diese Funktion wird im allgemeinen mit „Beschwichtigungsgebärden“ (TINBERGEN 1959) verbunden. Für ein Muntjak-Jungtier erscheint es aufgrund der noch relativ geringen Durch-

setzungs- und Ausweichfähigkeit nützlich, Mechanismen zur Abwehr aggressiven Verhaltens des Interaktionspartners zu besitzen.

Dem Hufstampfen bei Cerviden wird im allgemeinen eine Droh- und eine Warnfunktion zugeordnet (BUBENIK 1965; MÜLLER-USING und SCHLOETH 1967; RICHARDSON et al. 1983). Eine Verhaltensantwort der Kitze, etwa das „Sich-Drücken“ (z.B. BUBENIK 1965 für *Capreolus capreolus* und *Cervus elaphus*), haben wir nie beobachtet. Das Hufstampfen trat im Zusammenhang mit potentiellen Feinden (Mensch) auf und wirkte auf andere Tiere, die aufmerksam wurden, sicherten (vgl. RICHARDSON et al. 1983), und z.T. ebenfalls mit Hufstampfen begannen.

Wenn unterlegene Tiere mit Hufstampfen begannen, nachdem sie von Überlegenen gejagt worden waren, hatte dies manchmal zur Folge, daß die überlegenen Tiere von der Verfolgung abließen und sichernd stehenblieben. Dies könnte für eine Warnfunktion sprechen. BARRETTE (1977a,b) diskutiert einen ähnlichen Zusammenhang für das Bellen. Sicher muß dem Hufstampfen ein Zustand relativ hoher Erregung zugeordnet werden, der durch Reizkonstellationen der äußeren Umwelt bewirkt und mit Hilfe der Verhaltensweise verarbeitet wird. Auch ist offensichtlich eine Konfliktsituation geeignet, das Hufstampfen auszulösen (vgl. DUBOST 1970).

Dem Zähneknacken wird eine Drohfunktion zugeordnet (BUBENIK 1965; MÜLLER-USING und SCHLOETH 1967; BARRETTE 1977a). Dies wird durch unsere Beobachtungen bestätigt. In über 90 % der beobachteten Fälle trat das Zähneknacken zusammen mit eindeutigem Drohverhalten zwischen ♂♂ auf. Nach MÜLLER-USING und SCHLOETH (1967) kann Zähneknacken bei Cerviden in beiden Geschlechtern auftreten. Wir haben es nur bei ♂♂ beobachtet.

Interessant ist der Fall des jungen ♂, das, in ein kleines Gehege gesetzt, bei erzwungener Nähe zum Menschen mit Zähneknacken reagierte. Dabei zeigte sich ein starker Konflikt verbunden mit hoher Erregung (Piloerektion). Da eine Möglichkeit, der Situation durch Flucht zu entkommen, nicht bestand, wurde möglicherweise eine aggressive Komponente im Motivationsgefüge aktiviert. Auch in den geschilderten Situationen, in denen ein ♂ nach längerem, intensivem und vom ♀ abgewehrten Sexualverhalten Zähneknacken zeigte, könnte sich eine aggressive Komponente verstärkt haben. Zur Beurteilung dieser Situationen scheint das Übersprungkonzept von TINBERGEN (1940, 1952) hilfreich zu sein. Danach würde es sich um einen Fall der Blockierung oder Vereitelung („thwarting“) einer stark aktivierten Handlungstendenz, hier des Fluchtverhaltens bzw. des Sexualverhaltens, handeln, wodurch ein anderes Verhalten – die „Alternativbewegung“ nach LEYHAUSEN (1952), hier aus dem Bereich des Drohverhaltens – aktiviert wird.

TINBERGEN (1952) unterscheidet auf der funktionalen Ebene zwischen einer primären und einer sekundären Funktion von Übersprungbewegungen. Diese Unterscheidung liefert möglicherweise einen Schlüssel zur Erklärung des Zähneknackens der adulten ♂♂. Drohverhalten wird häufig als in einem Konflikt entstanden gedacht zwischen einer aggressiven und einer Fluchttendenz (z.B. LORENZ 1963). Die beiden oben angeführten Situationen haben eine wichtige Gemeinsamkeit: daß die Ausführung einer Verhaltenstendenz durch weitere Bedingungen verhindert wird. Es ist vorstellbar, daß Zähneknacken zunächst nur als Ventil zum Abbau einer hochaktivierten, aber blockierten Verhaltenstendenz, namentlich des Fluchtverhaltens, gedient hat – primäre Funktion sensu TINBERGEN. Auf dem Wege der Ritualisierung wäre es dann zusätzlich soziales Signal im Drohverhalten geworden – sekundäre Funktion sensu TINBERGEN.

Danksagung

Herrn Dipl.-Biol. JÖRG BÖHNER gilt unser besonderer Dank für stete Hilfsbereitschaft in akustisch-technischen Dingen und auch für wertvolle Anregungen sowie wiederholtes Lesen und Diskutieren früherer Fassungen des Manuskriptes. Des weiteren danken wir Frau Dipl.-Biol. KATRIN VOLGER und Herrn Dipl.-Biol. ANDREAS HAEMISCH für kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung

Von Mai 1983 bis Dezember 1984 wurden 17 Tiere einer kleinen Gehegepopulation des Formosa-Muntjaks beobachtet; ca. 200 Protokoll-Stunden wurden auf die aufgetretenen Lautäußerungen hin ausgewertet. Die Tiere zeigten 6 verschiedene Laute (Klaffen, Bellen, Kitzschrei, Fiepen, Hufstamphen, Zähneknacken), von denen das Fiepen in drei Untertypen unterteilt wurde. Die Laute werden beschrieben; Klaffen, Bellen und Fiepen werden sonagraphisch dokumentiert.

Klaffen und Bellen traten in Situationen auf, die mit Feindvermeidung bzw. Unterlegenheit gegenüber einem dominanten Sozialpartner beschrieben werden können. Es wird als zugrundeliegender Zustand ein inneres Ungleichgewicht angenommen, das möglicherweise mit Hilfe der Lautäußerung gemildert werden kann. Eine Warnfunktion des Bellens kann nicht nachgewiesen werden, läßt sich jedoch auch nicht ausschließen.

Der Kitzschrei wurde von Kitzen und Jungtieren im Alter bis zu etwa einem Jahr als Ausdruck von Angst geäußert. Ob es als ontogenetische Vorstufe des Bellens angesehen werden kann, erscheint fraglich.

Das Fiepen wird unterteilt in drei Laute: Kurzes Fiepen: Es wird von dominanten Männchen oder Kitze führenden Weibchen geäußert. Ihm wird ein innerer Zustand der „Selbstsicherheit“ zugeordnet. Langes Fiepen: Es wird von unterlegenen Tieren geäußert. Dieser Laut ist äußerst variabel. Ihm wird ein innerer Zustand des „Unbehagens“ zugeordnet. Leises Fiepen: Es wird von Kitzen geäußert und wird als ontogenetische Vorstufe der anderen Fieplaute diskutiert.

Dem Hufstamphen wird eine Warnfunktion zugeschrieben. Der innere Zustand ist als hoch erregt zu bezeichnen.

Zähneknacken tritt als Bestandteil des Drohverhaltens adulter Männchen auf, auch in Konfliktsituationen. Die Anwendbarkeit von Übersprünkonzepten wird diskutiert.

Literatur

- ALTMANN, J. (1974): Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* **49**, 227–267.
- BALDWIN, J. D.; BALDWIN, J. I. (1977): The role of learning phenomena in the ontogeny of exploration and play. In: *Primate Biosocial Development: Biological, Social and Ecological Determinants*. Ed. by S. CHEVALIER-SKOLNIKOFF and F. E. POIRIER. New York, London: Garland Publishing, 343–406.
- BARRETTE, C. (1977a): The social behaviour of captive muntjacs, *Muntiacus reevesi* (Ogilby, 1839). *Z. Tierpsychol.* **43**, 188–213.
- BARRETTE, C. (1977b): Some aspects of the behaviour of muntjacs in Wilpattu National Park. *Mammalia* **41**, 1–34.
- BARRETTE, C. (1977c): Fighting behaviour of muntjac and the evolution of antlers. *Evolution* **31**, 169–176.
- BISCHOF, N. (1972): Inzuchtbarrieren in Säugetiersozietäten. *Homo* **23**, 330–351.
- BISCHOF, N. (1985): *Das Rätsel Ödipus*. München, Zürich: Piper.
- BUBENIK, A. B. (1965): Beitrag zur Geburtskunde und zu den Mutter-Kind-Beziehungen des Reh (*Capreolus capreolus* L.) und Rotwildes (*Cervus elaphus* L.). *Z. Säugetierkunde* **30**, 65–128.
- CHAPLIN, R. E. (1971): Some observations on the mating, vocal and territorial behaviour of wild muntjac deer. *Deer* **2**, 723–725.
- DUBOST, G. (1970): L'organisation spatiale et sociale de *Muntiacus reevesi* Ogilby, 1839 en semi-liberté. *Mammalia* **34**, 331–355.
- DUBOST, G. (1971): Observations éthologiques sur le Muntjak (*Muntiacus muntjak* Zimmermann, 1780 et *M. reevesi* Ogilby, 1839) en captivité et semi-liberté. *Z. Tierpsychol.* **28**, 347–427.
- EISENBERG, J. F.; LOCKHART, M. (1972): An ecological reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon. *Smithson. Contrib. Zool.* **101**, 1–118.
- ESPMARK, Y. (1971): Individual recognition by voice in reindeer mother-young relationship. Field observations and playback experiments. *Behaviour* **40**, 295–301.
- GRADL-GRAMS, M. (1983): Lautäußerungen und Kontaktverhalten beim Sikawild (*Cervus nippon nippon* Temminck, 1838) (Teilstudie III). *Zool. Anz. (Jena)* **210**, 101–118.
- HAMILTON, W. D. (1964): The genetical evolution of social behaviour. *J. Theor. Biol.* **7**, 1–52.
- HARDING, S. P. (1982): The muntjac project: A brief progress report. *Deer* **5** (9), 450–451.
- HENDRICHs, H. (1975): The status of the tiger *Panthera tigris* (Linné, 1758) in the Sundarbans Mangrove Forest (Bay of Bengal). *Säugetierkd. Mitt.* **23**, 161–199.
- HENDRICHs, H. (1978): Die soziale Organisation von Säugetierpopulationen. *Säugetierkd. Mitt.* **26**, 81–116.
- HENNIG, R. (1962): Über einige Verhaltensweisen des Rehwildes in freier Wildbahn. *Z. Tierpsychol.* **19**, 223–229.
- HINDE, R. A.; ROWELL, T. E. (1962): Communication by postures and facial expressions in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Proc. Zool. Soc. Lond.* **138**, 1–21.

- HIRTH, D. H.; McCULLOUGH, D. R. (1977): Evolution of alarm signals in ungulates with special reference to white-tailed deer. *Amer. Nat.* **111**, 31–42.
- JÜRGENS, U. (1979): Vocalization as an emotional indicator: A neuroethological study in the squirrel monkey. *Behav.* **69**, 88–117.
- KILEY, M. (1972): The vocalizations of ungulates, their causation and function. *Z. Tierpsychol.* **31**, 171–222.
- LEVER, C. (1977): *The Naturalized Animals of the British Isles*. London: Hutchinson.
- LEYHAUSEN, P. (1952): Theoretische Überlegungen zur Kritik des Begriffes der „Übersprungbewegung“. In: *Antriebe tierischen und menschlichen Verhaltens*. Ed. by K. LORENZ and P. LEYHAUSEN (1973), 4. Aufl. München: Piper. 77–88.
- LORENZ, K. (1963): *Das sogenannte Böse*. Wien: Borotha-Schoeler.
- MAYNARD SMITH, J. (1965): The evolution of alarm calls. *Am. Nat.* **99**, 59–63.
- MORTON, E. S. (1977): On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *Am. Nat.* **111**, 855–869.
- MÜLLER-USING, D.; SCHLOETH, R. (1967): Das Verhalten der Hirsche. *Hdb. d. Zool.* Bd. **8**, 43. Lief., Beitr. **28**, 1–60.
- RICHARDSON, L. W.; JACOBSON, H. A.; MUNCY, R. J.; PERKINS, J. C. (1983): Acoustics of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *J. Mammalogy* **64** (2), 245–252.
- SCHALLER, G. B. (1967): *The deer and the tiger*. Chicago: Univ. Chicago press.
- SCHERER, K. R. (1985): Vocal affect signalling: A comparative approach. *Adv. in the Study of Behavior* **15**, 189–244.
- SOPER, E. A. (1969): *Muntjac. A study of these small elusive Asiatic deer which colonized an English garden*. London: Longmans, Green.
- SMYTHE, N. (1977): The function of mammalian alarm advertising: social signals or pursuit invitation? *Am. Nat.* **111**, 191–194.
- TINBERGEN, N. (1940): Die Übersprungbewegung. *Z. Tierpsychol.* **4**, 1–40.
- TINBERGEN, N. (1952): „Derived“ activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *Quart. Rev. Biol.* **27**, 1–32.
- TINBERGEN, N. (1959): Einige Gedanken über „Beschwichtigungsgebärden“. *Z. Tierpsychol.* **16**, 651–665.
- TRIVERS, R. L. (1971): The evolution of reciprocal altruism. *Quart. Rev. Biol.* **46**, 35–57.
- WHITEHEAD, K. G. (1972): *Deer of the world*. London: Constable.
- WOODVINE, K. W. (1984): Do muntjac bucks “cast” their canine teeth? *Deer* **6** (5), 167.
- YAHNER, R. H. (1980): Barking in a primitive ungulate, *Muntiacus reevesi*: Function and adaptiveness. *Am. Nat.* **116** (2), 157–177.

Anschrift der Verfasser: STEFAN G. STADLER und Prof. Dr. HUBERT HENDRICHS, Arbeitsgruppe Säugetiersozialsysteme, Lehrstuhl für Verhaltensphysiologie, Fakultät für Biologie, Universität Bielefeld, Postfach 8640, D-4800 Bielefeld 1

BEKANNTMACHUNG

Protokoll über die Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V. am 28. September 1987 im Vortragssaal des Institutes für Pflanzenphysiologie der Freien Universität Berlin

Der 1. Vorsitzende, Herr KULZER, eröffnet die Versammlung um 17.30 Uhr.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr Kulzer verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1986:

Im Berichtsjahr erschien der 51. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde“ in 6 Heften mit 384 Seiten. Zusätzlich wurde allen Mitgliedern das Sonderheft mit den Kurzfassungen der Vorträge und Posterbeiträge der Tagung in Stuttgart zugesandt.

Auf Einladung der Herren DIETERLEN und NEUGEBAUER fand die 60. Hauptversammlung der Gesellschaft vom 28. 9. bis 2. 10. 1986 in Stuttgart statt. Über 200 Tagungs-